

稻飞虱翅型纯系后代个体的翅型分化 对光周期变化不敏感

安志芳, 于居龙, 彭娟, 张超, 刘向东*

(南京农业大学植物保护学院, 农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室, 南京 210095)

摘要:【目的】为了明确光周期和遗传因子在稻飞虱翅型分化中的作用, 研究了3种稻飞虱(褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、白背飞虱 *Sogatella furcifera* 和灰飞虱 *Laodelphax striatellus*)翅型纯系或近纯系在不同光照时数下的翅型分化比率。【方法】以经过5~45代连续翅型筛选后的褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱的长翅型和短翅型纯系或近纯系为材料, 在室内分别测定了其在长光照(16和20 h)、短光照(4~12 h)和正常光照(14 h)3类光周期条件下饲养后, 雌、雄成虫中长翅和短翅个体出现的比率及存活率。【结果】白背飞虱和灰飞虱的长翅型纯系 $M\delta \times M\delta$ 或短翅型纯系 $B\delta \times B\delta$ 在不同光周期下的翅型比率均无显著差异($P>0.05$)。褐飞虱短翅型近纯系 $B\delta \times B\delta$ 的雌虫短翅率和成虫总短翅率在不同光周期下也无显著差异($P>0.05$), 但雄虫短翅率在正常光照14 h和短光照4 h下显著高于长光照20 h下的($P<0.05$)。当褐飞虱短翅型达到纯系后, 其后代翅型在6~16 h光照条件下无显著差异。褐飞虱长翅型近纯系 $M\delta \times M\delta$ 的后代虽有短翅个体出现, 但是雌虫和雄虫的各自短翅率在不同光周期下无显著差异($P>0.05$), 仅总体短翅率在12 h光照条件下的显著高于16 h下的($P<0.05$)。褐飞虱长、短翅型杂交筛选品系 $M\delta \times B\delta$ 的雌虫短翅率随光照时数的延长而升高; 灰飞虱杂交筛选品系 $M\delta \times B\delta$ 的短翅雄虫随光照时数的缩短而增多($P<0.05$), 但当筛选代代达到45代时, 这种趋势不再显著。3种稻飞虱长翅型和短翅型纯系或近纯系若虫的存活率会稍低于长、短翅型杂交后代的存活率, 但长、短翅型品系的存活率在6~16 h光照条件下差异不显著($P>0.05$)。【结论】稻飞虱翅型分化对光周期的反应受飞虱本身遗传背景的影响, 翅型纯系后代个体的翅型分化对光周期变化不敏感。

关键词: 褐飞虱; 灰飞虱; 白背飞虱; 翅型; 遗传背景; 光周期

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2014)11-1306-09

Differentiation of wing forms in pure macropterous and brachypterous lineages is less subject to photoperiod in rice planthoppers (Hemiptera: Delphacidae)

AN Zhi-Fang, YU Ju-Long, PENG Juan, ZHANG Chao, LIU Xiang-Dong* (Key Laboratory of Integrated Management of Crop and Pests, Ministry of Education, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: 【Aim】To illustrate the influences of photoperiod and genetic factor on wing form of rice planthoppers, the differentiation of wing forms in three rice planthopper species, *i. e.*, the brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens*, the white-backed planthopper (WBPH), *Sogatella furcifera* and the small brown planthopper (SBPH), *Laodelphax striatellus*, under different photoperiods was studied. 【Methods】The survival rate, macropterous rate and brachypterous rate in females and males of rice planthoppers under different photophases (4–20 h) were measured using the pure or near pure macropterous and brachypterous lineages of BPH, WBPH and SBPH whose wing form had been selected for 4 to 45 generations under the same conditions in the laboratory. 【Results】The wing forms of the pure macropterous or brachypterous lineages of SBPH and WBPH were not significantly different among different photoperiods ($P>0.05$). The brachypterous rates in females and in the population of the near pure brachypterous lineage of BPH were not significantly different among different photoperiods ($P>0.05$), but the brachypterous rate in males was significantly higher at 4 h and 14 h photophases than that

基金项目: 国家“973”计划项目(2010CB126201)

作者简介: 安志芳, 女, 1990年4月生, 青海西宁人, 硕士研究生, 主要从事昆虫生态方面的研究, E-mail: 2012102087@njau.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: liuxd@njau.edu.cn

收稿日期 Received: 2014-05-29; 接受日期 Accepted: 2014-10-16

at the 20 h photophase. However, when the BPH became a pure brachypterous lineage, the wing form was not significantly different among 6 – 16 h photophases. The near pure macropterous lineage of BPH still produced brachypterous offspring, but the brachypterous rates in females or males were not significantly different among different photophases ($P > 0.05$), except that the brachypterous rate in population was higher at 12 h photophase than at 16 h photophase ($P < 0.05$). The brachypterous rate of females in the hybrid lineage of macroptery and brachyptery ($M \delta \times B \varphi$) of BPH increased significantly with the increase of photophase. The brachypterous rate of males in hybrid lineage $M \delta \times B \varphi$ of SBPH increased significantly with the decrease of photophase, but when the hybrid lineage was selected for 45 generations, the increasing trend became insignificant. The survival rates of nymphs in pure or near pure macropterous and brachypterous lineages of the three rice planthopper species were relatively lower than that in the hybrid offspring, but not significantly different among 6 – 16 h photophases. 【Conclusion】 The response of wing form of rice planthoppers to photoperiod was strongly dependent on their genetic backgrounds, and the differentiation of wing forms in pure macropterous and brachypterous lineages is less subject to photoperiod.

Key words: *Nilaparvata lugens*; *Sogatella furcifera*; *Laodelphax striatellus*; wing form; genetic background; photoperiod

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål)、灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Fallén) 和白背飞虱 *Sogatella furcifera* (Horváth) 是我国水稻上的重要害虫, 其成虫有长翅型和短翅型之分。长翅型能远距离迁飞, 以适应寄主植物和气候条件的变化, 避开不良环境; 而短翅型能在当地居留、繁殖, 扩大种群。研究表明, 光周期对昆虫翅型分化有着较大的影响, 并且不同昆虫的翅型分化对光周期反应不尽相同。小翅稻蝗 *Oxya yezoensis* Shiraki 在光照为 12 h 时几乎全为短翅个体, 在光照为 18 h 时几乎全为长翅个体, 而在 16 h 条件下, 长翅个体数超过短翅个体数, 表现出短日照条件下易出现短翅型、长日照条件下易产生长翅型的规律(朱道弘, 2001)。长日照促进了东方长蝽 *Cavelerius saccharivorus* Okajima 长翅型的产生, 短日照促进了短翅型的分化(Fujisaki, 1989)。长颚斗蟋 *Velarifictorus aspersus* (Walker) 在短于 14 h 的光照条件下会抑制其长翅型的分化, 而长光照 16 h 有利于长翅型的形成(曾杨等, 2010)。王娟等(2014)对曲脉姬蟋 *Modicogryllus confirmatus* (Walker) 的研究中发现, 恒定光周期以及变化光周期对雌、雄虫的翅型分化无显著影响。对褐飞虱的研究发现, 光照为 8 h 时短翅雄虫比例显著高于 12.5 h, 16 h 和 24 h 时, 但是雌虫短翅比例不受光周期的影响(Kisimoto, 1965)。张增全(1983)研究发现, 褐飞虱短翅雌、雄个体出现的比率在光照为 8 h 时显著高于 12 h 与 16 h, 但长翅型雄虫出现比率恰好相反, 表现为光照 12 h 与 16 h 的显著高于 8 h 的。无论光照条件如何, 灰飞虱长翅型成虫明显多于短翅型成虫, 且

灰飞虱短翅型雄虫比率很低(张宏, 2006)。白背飞虱的翅型分化也受光周期的影响, 短翅雄虫在短光照条件下容易产生(刘佳妮等, 2010)。

已有的这些光周期影响稻飞虱翅型分化的研究, 其利用的虫源往往直接来自于田间采集的长翅或短翅成虫的子 1 代, 其试虫翅型的遗传背景相对不太清楚。研究表明, 稻飞虱的翅型分化受遗传因子调控(Mahmud, 1980; Iwanaga *et al.*, 1985; Mori and Nakasuji, 1990; Tojo, 1991; 俞晓平等, 1997; 彭娟等, 2012), 并且飞虱翅型的表型与基因型间有不完全匹配的现象(彭娟等, 2012)。因此, 要探明光周期条件对稻飞虱翅型的真实影响, 还需以遗传背景相同的试虫为材料。因此, 本实验以在室内筛选多代次的褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱的长翅型和短翅型纯系或近纯系为研究对象, 测定了其在不同光周期条件下饲养后的翅型分化比例, 以明确光周期在稻飞虱翅型调控中的作用。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

本实验所用的 3 种稻飞虱: 褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱均采自南京稻田, 并在室内的光照培养箱($25 \pm 1^\circ\text{C}$, RH 80%, 光周期 14L: 10D)中用水稻苗饲养和进行翅型品系的筛选(彭娟等, 2012)。褐飞虱和白背飞虱用汕优 63 品种, 灰飞虱用武运粳 7 号品种的水稻分别进行饲养。翅型品系筛选时, 根据饲养种群中能获得的各翅型个体(长翅型 M, 短翅型 B)进行单对配对, 获取后代, 后代个体在刚羽

化后即选取与其母代翅型相同的个体继续配对，如此连续进行翅型的筛选。由于白背飞虱种群中短翅雄虫很少，难以保持连续筛选，因此仅进行了两种交配组合筛选品系的建立(M♂×B♀和M♂×M♀)。灰飞虱由于短翅雄虫和长翅雌虫交配的后代较难连续筛选保持，因此仅进行了3种交配组合筛选品系的建立(M♂×B♀, M♂×M♀和B♂×B

♀)。褐飞虱进行了全部4种交配组合筛选品系的建立(M♂×B♀, M♂×M♀, B♂×B♀和B♂×M♀)。经过连续5~45代次的翅型筛选后,3种稻飞虱的各交配组合品系后代个体的翅型比率基本稳定,褐飞虱和灰飞虱的短翅型品系B♂×B♀接近于纯系,灰飞虱和白背飞虱的长翅型品系M♂×M♀达到了纯系(表1),从而用于光周期处理实验。

表 1 供试稻飞虱母代的翅型分化比率

Table 1 Differentiation rates of wing forms in the parents of rice planthoppers used in this study

飞虱种类 Species	筛选品系 (实验批次) Lineages (experiment block)	筛选代次 Selection generations	雄虫短翅率(%) Brachypterous rate in males	雌虫短翅率(%) Brachypterous rate in females
褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	M♂×B♀ (第1批 Block one)	11	0.00±0.00	94.52±2.89
	B♂×M♀ (第1批 Block one)	7	14.55±4.11	79.97±4.78
	B♂×B♀ (第1批 Block one)	9	68.87±12.98	98.61±1.39
	B♂×B♀ (第2批 Block two)	31	97.88±1.44	100.00±0.00
	M♂×M♀ (第1批 Block one)	11	5.70±1.65	43.46±5.78
	M♂×M♀ (第2批 Block two)	38	18.38±3.59	48.42±5.01
灰飞虱 <i>Laodelphax striatellus</i>	M♂×B♀ (第1批 Block one)	11	0.00±0.00	87.19±4.15
	M♂×B♀ (第2批 Block two)	45	4.62±2.61	91.36±4.58
	B♂×B♀ (第2批 Block two)	24	91.07±2.97	100.00±0.00
	M♂×M♀ (第1批 Block one)	10	0.00±0.00	5.13±5.13
	M♂×M♀ (第2批 Block two)	5	0.00±0.00	1.67±1.67
白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i>	M♂×B♀ (第1批 Block one)	11	0.00±0.00	88.33±6.70
	M♂×M♀ (第1批 Block one)	7	0.00±0.00	0.00±0.00

M: 长翅型 Macroptery; B: 短翅型 Brachyptery.

1.2 光周期处理

将筛选5~45代次后的褐飞虱、灰飞虱和白背飞虱的翅型纯系或近纯系等筛选品系的初孵若虫置于4L: 20D, 6L: 18D, 8L: 16D, 10L: 14D, 12L: 12D, 14L: 10D, 16L: 8D和20L: 4D等光周期条件下饲养,以明确光周期对3种稻飞虱翅型纯系或近纯系后代翅型的影响。实验分两批次进行,第1批次主要测试了3种稻飞虱各翅型品系对正常和极端长、短光周期4L: 20D, 14L: 10D和20L: 4D的反应,以及白背飞虱长翅型品系在6L: 18D, 8L: 16D, 10L: 14D, 12L: 12D, 14L: 10D和16L: 8D光周期条件下的翅型分化;第2批次主要测定褐飞虱和灰飞虱长短翅型品系在后6种光周期下的翅型表现。处理实验均在供试的各翅型筛选品系中吸取刚孵化的1龄若虫10头(表1),接入透明塑料杯(350 mL)中的苗龄为7 d的10株稻苗上饲养。杯口用细纱布罩住,并用橡皮筋扎严杯口。以1塑料杯内10头若虫作为1个重复,除第2批次中灰飞虱的短翅品系B♂×B♀因虫量不足仅做了10次重复外,其他每种飞虱的每筛选品系在各光照时数下均分别做12次重复,即120头初孵若虫。接有处理试虫的塑料杯置于长×宽×

高=22 cm×15 cm×16.5 cm的塑料贮物盒中,贮物盒的内壁和外壁均用遮光布密闭,外层遮光布将整个盒子多层包裹严实,保证盒内不透光。在光期内,人工将盒盖及外层遮光布打开,让盒内稻飞虱能接受2支各30 W日光灯的照射;暗期时盖好盒盖并用遮光布封严,防止漏光。每天在光期内进行稻苗及飞虱生长状况的察看,并适时为稻苗添加营养液,保证稻苗长势良好。实验均在25℃恒温条件下进行。当有成虫羽化时,分别记录每头成虫的性别及翅型,直到全部成虫羽化。各光周期处理最后所得成虫在30~110头之间,绝大多数在60头以上。

1.3 数据分析

根据调查结果,按重复计算各筛选品系稻飞虱在各光周期下的短翅率及死亡率。雌虫短翅率(%)=短翅雌虫数/雌虫总数×100%;雄虫短翅率(%)=短翅雄虫数/雄虫总数×100%;总短翅率(%)=(短翅雌虫数+短翅雄虫数)/总成虫数×100%;死亡率(%)=[1-(总成虫数/起始所接若虫数)]×100%。各翅型比率在不同光照下

的差异显著性分析采用 Tukey 氏 HSD 法进行, 各比率数据在进行差异显著性分析前均进行反正弦平方根转换, 以满足正态性。数据统计分析在 SAS 9.0 中完成。文中全部数据均为平均值 ± 标准误。

2 结果与分析

2.1 不同光周期下稻飞虱的死亡率

2.1.1 极端光周期条件下 3 种稻飞虱的死亡率: 由表 2 可知, 褐飞虱 4 种翅型筛选品系的初孵若虫在不同光照周期下饲养, 长翅型筛选品系 M ♂ × M ♀ 和短翅型筛选品系 B ♂ × B ♀ 在短光照 4L: 20D

和长光照 20L: 4D 条件下的死亡率均显著高于长翅与短翅的杂交筛选品系 M ♂ × B ♀ 和 B ♂ × M ♀, 而在光周期为 14L: 10D 条件下 4 种翅型筛选品系若虫死亡率无显著差异。长翅型筛选品系 M ♂ × M ♀ 和短翅筛选品系 B ♂ × B ♀ 若虫死亡率在短光照条件 4L: 20D 下显著高于正常光照 14L: 10D 条件下的(长翅品系: $F=4.92$, $df=2, 31$, $P=0.0139$; 短翅品系: $F=21.54$, $df=2, 30$, $P<0.0001$), 但与长光照条件 20L: 4D 下的无显著差异。长翅与短翅型杂交筛选品系 M ♂ × B ♀ 和 B ♂ × M ♀ 在 3 种光周期条件下若虫的死亡率无显著差异(M ♂ × B ♀: $F=1.17$, $df=2, 31$, $P=0.3229$; B ♂ × M ♀: $F=2.13$, $df=2, 25$, $P=0.1396$)。

表 2 稻飞虱若虫在极端长或短光期条件下的死亡率 (%)

Table 2 Mortality (%) of rice planthopper nymphs under extremely long and short photophase conditions				
飞虱种类 Species	品系 Lineage	光周期 Photoperiod		
		4L: 20D	14L: 10D	20L: 4D
褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	M ♂ × M ♀	59.17 ± 6.45 Aab	30.88 ± 4.41 Ba	49.17 ± 6.90 ABb
	M ♂ × B ♀	51.67 ± 7.26 Ab	34.33 ± 2.28 Aa	39.17 ± 5.29 Abc
	B ♂ × M ♀	45.00 ± 5.57 Ab	32.90 ± 3.72 Aa	29.17 ± 7.33 Ac
	B ♂ × B ♀	70.00 ± 4.26 Aa	39.44 ± 4.19 Ba	75.83 ± 3.13 Aa
白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i>	M ♂ × B ♀	40.83 ± 3.98 A	27.89 ± 3.28 A	32.50 ± 5.09 A
灰飞虱 <i>Laodelphax striatellus</i>	M ♂ × M ♀	68.33 ± 5.75 A	37.73 ± 3.83 B	63.33 ± 7.11 A
	M ♂ × B ♀	30.00 ± 4.26 A**	9.39 ± 1.79 B**	30.83 ± 4.99 A**

数据(平均值 ± 标准误)后不同大写字母表示同一品系在不同光周期下死亡率差异显著, 不同小写字母表示同一光周期下不同品系间死亡率差异显著(Tukey 氏 HSD 检验, $P<0.05$), 双星号表示长翅型品系和短翅型品系间差异显著(t 测验, $P<0.05$)。表 3 同。Different uppercase letters following the data (means ± SE) mean significant difference in mortality of the same lineage among different photoperiods, different lowercase letters mean significant difference in mortality among different lineages under the same photoperiod by Tukey’s HSD test at the 0.05 level, and double asterisks mean significant difference between macropterous and brachypterous lineages by Student’s t -test at the 0.05 level. The same for Table 3.

白背飞虱长翅与短翅杂交品系 M ♂ × B ♀ 若虫的死亡率在极端长和短的光照条件下无显著差异($F=1.48$, $df=2, 24$, $P=0.2478$); 灰飞虱长翅型筛选品系 M ♂ × M ♀、长翅与短翅杂交品系 M ♂ × B ♀ 若虫的死亡率在长日照 20L: 4D 或短日照 4L: 20D 下均显著高于正常光周期 14L: 10D 下的(长翅型筛选品系: $F=6.11$, $df=2, 31$, $P=0.0058$; 长短翅杂交品系: $F=8.37$, $df=2, 32$, $P=0.0012$), 并且在这 3 种光周期条件下, 长、短翅杂交筛选品系的死亡率均显著低于长翅型筛选品系(4L: 20D 光周期下: $t=4.58$, $P=0.0001$; 14L: 10D 光周期下: $t=6.30$, $P<0.0001$; 20L: 4D 光周期下: $t=3.63$, $P=0.0017$)(表 2)。

2.1.2 连续变化光周期条件下 3 种稻飞虱的死亡率: 褐飞虱的长翅型 M ♂ × M ♀ 品系在 6 h 和 8 h 的短光照条件下死亡率要稍高于长光照条件下的, 但差异显著程度不高($F=2.36$, $df=5, 66$, $P=$

0.0497); 褐飞虱短翅型 B ♂ × B ♀ 品系若虫在 6 种光周期条件下的存活率均无显著差异($F=1.31$, $df=5, 66$, $P=0.27$)。白背飞虱长翅型筛选品系 M ♂ × M ♀ 若虫的死亡率在各光周期条件下也无显著差异($F=1.01$, $df=5, 45$, $P=0.4244$)。灰飞虱长翅型品系在 6 h 的短光照条件下的死亡率显著高于 10 h 下的($F=3.80$, $df=5, 66$, $P=0.0044$), 但在其他光周期下无显著差异; 灰飞虱短翅型品系($F=2.03$, $df=5, 64$, $P=0.0858$)及 M ♂ × B ♀ 杂交品系($F=2.16$, $df=5, 66$, $P=0.0691$)的死亡率在各光周期条件下无显著差异, 并且杂交品系的死亡率相当或显著低于长翅型纯系(表 3)。

2.2 不同光周期下 3 种稻飞虱的翅型分化

2.2.1 3 种稻飞虱在极端短和长的光照条件下的翅型分化: 褐飞虱长翅型筛选品系 M ♂ × M ♀ 的雌、雄虫短翅比率及总短翅率在长日照(20L: 4D)、短日照(4L: 20D)和正常日照(14L: 10D)条件间均

表 3 不同光周期下 3 种稻飞虱若虫的死亡率 (%)

Table 3 Nymphal mortality (%) of three rice planthopper species under different photoperiods							
飞虱种类 Species	品系 Lineage	光周期 Photoperiod					
		6L: 18D	8L: 16D	10L: 14D	12L: 12D	14L: 10D	16L: 8D
褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	M ♂ × M ♀	32.50 ± 3.05 A	34.17 ± 3.13 A	28.33 ± 2.07 A	25.00 ± 2.89 A	20.83 ± 2.88 A	25.83 ± 4.34 A
	B ♂ × B ♀	38.33 ± 4.41 A	40.00 ± 5.22 A	30.00 ± 3.69 A	28.33 ± 0.49 A	29.17 ± 4.34 A	30.83 ± 3.78 A
白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i>	M ♂ × M ♀	30.91 ± 4.95 A	29.17 ± 3.98 A	36.00 ± 9.57 A	41.43 ± 5.98 A	26.67 ± 8.03 A	45.00 ± 8.46 A
	M ♂ × M ♀	42.50 ± 2.18 Aa	29.17 ± 3.13 ABa	28.33 ± 4.05 Ba	40.00 ± 2.75 ABa	40.00 ± 2.46 ABa	39.17 ± 3.58 ABa
灰飞虱 <i>Laodelphax striatellus</i>	M ♂ × B ♀	45.00 ± 4.85 Aa	29.17 ± 3.78 Aa	34.17 ± 4.17 Aa	28.33 ± 4.58 Ab	25.00 ± 4.69 Ab	30.83 ± 4.99 Aab
	B ♂ × B ♀	32.50 ± 5.92 Aa	25.00 ± 2.61 Aa	39.00 ± 5.47 Aa	37.50 ± 2.79 Aab	32.50 ± 3.05 Aab	24.17 ± 4.99 Ab

无显著差异 (雌虫短翅率: $F = 0.19$, $df = 2, 31$, $P = 0.8306$; 雄虫短翅率: $F = 2.14$, $df = 2, 31$, $P = 0.1347$; 总短翅率: $F = 0.15$, $df = 2, 31$, $P = 0.8650$)。褐飞虱短翅型筛选品系 B ♂ × B ♀ 的雌虫短翅率和总短翅率在 3 种光周期条件下无显著差异 (雌虫短翅率: $F = 0.78$, $df = 2, 30$, $P = 0.4657$; 总短翅率: $F = 0.15$, $df = 2, 30$, $P = 0.8625$)，但雄虫短翅率在长日照条件下显著低于短日照和正常日照条件下的 ($F = 11.29$, $df = 2, 30$, $P = 0.0002$)。长、短翅杂交筛选品系 M ♂ × B ♀ 的雌虫短翅率在正常光照和长日照条件下显著高于短日照条件下的 ($F = 4.67$, $df = 2, 31$, $P = 0.0169$)，但雄虫短翅率在 3 种光周期下无显著差异 ($F = 0.91$, $df = 2, 31$, $P = 0.4123$)，而 B ♂ × M ♀ 的雌、雄虫短翅比率及短翅总率在 3 种光周期下均无显著差异 (雌虫短翅率: $F = 0.13$, $df = 2, 25$, $P = 0.8827$; 雄虫短翅率: $F = 1.95$, $df = 2, 25$, $P = 0.1636$; 总短翅率: $F = 2.93$, $df = 2, 25$, $P = 0.0722$) (表 4)。

灰飞虱的长翅型筛选品系 M ♂ × M ♀ 在 3 种光周期 (4L: 20D, 14L: 10D 和 20L: 4D) 下雌虫短翅率 ($F = 1.69$, $df = 2, 31$, $P = 0.2007$) 和总短翅率 ($F = 1.53$, $df = 2, 31$, $P = 0.2321$) 均无显著差异，并且均没有短翅型雄虫产生 (表 4)。灰飞虱长、短翅杂交筛选品系 M ♂ × B ♀ 的雌虫短翅率 ($F = 0.96$, $df = 2, 32$, $P = 0.3940$) 和总短翅率 ($F = 0.24$, $df = 2, 32$, $P = 0.7854$) 在 3 种光周期下也无显著差异，但雄虫短翅率在短光照条件 (4L: 20D) 下显著高于正常和长光照条件下的 ($F = 5.23$, $df = 2, 32$, $P = 0.0108$) (表 4)。

白背飞虱长、短翅杂交筛选品系 M ♂ × B ♀ 的雌虫短翅率 ($F = 0.98$, $df = 2, 24$, $P = 0.3888$) 和总短翅率 ($F = 0.77$, $df = 2, 24$, $P = 0.4737$) 在 3 种光周期下无显著差异，且均无短翅雄虫出现 (表 4)。

2.2.2 3 种稻飞虱在连续变化光周期条件下的翅

型分化：除褐飞虱长翅品系 M ♂ × M ♀ 的总短翅率在 12 h 光照下显著高于 16 h 光照下的外 ($F = 2.67$, $df = 5, 66$, $P = 0.029$)，其他每种飞虱的各翅型品系在 6 种光周期下的短翅率均无显著差异，同时 3 种稻飞虱的长翅品系在各光周期下的短翅率均显著低于短翅品系 (表 5)。3 种稻飞虱的翅型纯系后代的翅型很少受光周期的影响。

对 3 种稻飞虱不同翅型筛选品系后代的翅型进行品系和光周期影响的双因素分析，结果表明，褐飞虱 ($F = 238.49$, $df = 1$, $P < 0.0001$)、灰飞虱 ($F = 370.80$, $df = 2$, $P < 0.0001$) 和白背飞虱 ($F = 370.80$, $df = 1$, $P < 0.0001$) 的翅型品系极显著影响后代翅型，而光周期的长短对各品系的翅型无显著影响 (褐飞虱: $F = 1.37$, $df = 5$, $P = 0.2399$; 灰飞虱: $F = 0.35$, $df = 5$, $P = 0.879$; 白背飞虱: $F = 1.12$, $df = 7$, $P = 0.362$)，并且翅型品系和光周期间无交互作用 (表 6)。由此说明，稻飞虱的翅型主要受遗传控制，遗传纯系或近纯系的翅型受外界光周期的影响很小。

3 讨论

多年来，许多学者对昆虫翅型分化做了研究，并发现温度、湿度、光照、虫口密度、营养条件、遗传因子等对昆虫的翅型分化均有一定的影响，但是哪些因子起主导作用，这还没有完全确定。褐飞虱在 21℃ 与 27℃ 下长、短翅型分化比率均在 50% 左右，两者差异不显著，而在 32℃ 下，长翅比率显著高于短翅比率 (张增全, 1983)。低温有助于苜蓿叶象甲 *Hypera postica* (Gyllenhal) 和长颚斗蟋短翅型的分化，而高温有助于长翅型的分化 (张娜等, 2010; 曾杨等, 2010)。但对于桃蚜 *Myzus persicae* (Sulzer) 与萝卜蚜 *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach) 而言，低温有助于有翅型的产生，而高温则抑制有翅型的产生

表 4 3 种稻飞虱各翅型筛选品系在极端短和长光期下的短翅率(%)

Table 4 Brachypterous rates (%) of rice planthopper lineages (M ♂ × M ♀, M ♂ × B ♀, B ♂ × M ♀, and B ♂ × B ♀) under extremely short and long photophases

飞虱种类及品系 Species and lineage	雌虫短翅率(%) Brachypterous rate in females			雄虫短翅率(%) Brachypterous rate in males			总短翅率(%) Brachypterous rate in population		
	4L: 20D	14L: 10D	20L: 4D	4L: 20D	14L: 10D	20L: 4D	4L: 20D	14L: 10D	20L: 4D
褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>									
M ♂ × M ♀	75.00 ± 13.06 Aa	64.52 ± 6.69 Ab	63.89 ± 11.02 Ab	4.17 ± 2.81 Ab	5.14 ± 2.83 Ac	0.00 ± 0.00 Ab	39.89 ± 8.74 Aa	35.00 ± 4.82 Ac	43.25 ± 9.83 Aa
M ♂ × B ♀	65.00 ± 13.95 Ba	97.84 ± 1.46 Aa	97.22 ± 2.78 Aa	0.00 ± 0.00 Ab	0.00 ± 0.00 Ac	2.08 ± 2.08 Ab	36.55 ± 8.45 Ba	52.90 ± 2.84 Ab	49.26 ± 6.15 ABa
B ♂ × M ♀	70.00 ± 13.14 Aa	74.94 ± 8.55 Ab	61.43 ± 9.06 Ab	8.96 ± 3.49 Aab	28.02 ± 10.79 Ab	13.47 ± 6.62 Aa	30.39 ± 6.08 Aa	55.01 ± 2.78 Ab	41.38 ± 5.02 Aa
B ♂ × B ♀	83.33 ± 11.24 Aa	98.14 ± 1.85 Aa	79.17 ± 11.44 Aab	28.47 ± 12.41 Ba	51.52 ± 9.08 Aa	0.00 ± 0.00 Cb	64.31 ± 9.80 Aa	72.76 ± 5.39 Aa	65.28 ± 11.91 Aa
白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i>									
M ♂ × B ♀	85.42 ± 9.95 A	83.80 ± 8.68 A	97.22 ± 2.78 A	0.00 ± 0.00 A	0.00 ± 0.00A	0.00 ± 0.00 A	40.84 ± 7.03A	42.67 ± 1.82 A	49.17 ± 5.70 A
灰飞虱 <i>Laodelphax striatellus</i>									
M ♂ × M ♀	36.67 ± 12.45 A	9.69 ± 3.00 A	13.75 ± 6.13 A	0.00 ± 0.00 A	0.00 ± 0.00 A	0.00 ± 0.00 A	25.99 ± 9.76 A	4.30 ± 1.47 A	11.00 ± 5.06 A
M ♂ × B ♀	91.67 ± 8.33 A	93.33 ± 2.59 A	1.00 ± 0.00 A	17.36 ± 7.21 A	0.00 ± 0.00 B	1.67 ± 1.67 B	50.95 ± 7.18 A	45.51 ± 1.92 A	51.75 ± 3.71 A

数据(平均值 ± 标准误)后不同大写字母表示同一品系在不同光周期下差异显著,不同小写字母表示同一光周期下不同品系间差异显著(Tukey 氏 HSD 检验, $P < 0.05$)。Different uppercase letters following the data (means ± SE) mean significant difference among different photoperiods, and different lowercase letters mean significant difference under the same photoperiod among different lineages by Tukey's HSD test at the 0.05 level.

表 5 3 种稻飞虱各翅型品系在连续变化光周期下的短翅率(%)

Table 5 Brachypterous rates (%) of rice planthopper lineages under different photoperiods						
品系 Lineage	光周期 Photoperiod					
	6L: 18D	8L: 16D	10L: 14D	12L: 12D	14L: 10D	16L: 8D
褐飞虱雌虫短翅率 Brachypterous rate in females of <i>Nilaparvata lugens</i>						
M ♂ × M ♀	71.11 ± 5.61 A	68.75 ± 7.26 A	63.06 ± 5.93 A	76.53 ± 4.51 A	68.89 ± 7.10 A	50.83 ± 10.08 A
B ♂ × B ♀	1.00 ± 0.00 A **	1.00 ± 0.00 A **	1.00 ± 0.00 A **	1.00 ± 0.00 A **	98.61 ± 1.39 A **	1.00 ± 0.00 A **
褐飞虱雄虫短翅率 Brachypterous rate in males of <i>N. lugens</i>						
M ♂ × M ♀	11.67 ± 4.70 A	22.50 ± 6.08 A	13.06 ± 4.11 A	18.65 ± 6.19 A	15.42 ± 3.49 A	14.72 ± 4.19 A
B ♂ × B ♀	73.33 ± 10.88 A **	81.94 ± 8.51 A **	65.83 ± 11.02 A **	72.82 ± 6.36 A **	69.58 ± 10.61 A **	69.58 ± 7.71 A
褐飞虱总短翅率 Brachypterous rate in population of <i>N. lugens</i>						
M ♂ × M ♀	39.90 ± 3.12 AB	46.28 ± 3.29 AB	37.60 ± 4.72 AB	48.69 ± 3.82 A	40.05 ± 5.15 AB	29.31 ± 5.52 B
B ♂ × B ♀	86.22 ± 5.18 A **	89.48 ± 5.51 A **	84.84 ± 4.44 A **	85.25 ± 3.78 A **	87.03 ± 4.43 A **	83.52 ± 4.55 A **
灰飞虱雌虫短翅率 Brachypterous rate in females of <i>Laodelphax striatellus</i>						
M ♂ × M ♀	69.44 ± 4.79 Ab	20.56 ± 6.37 Ab	17.15 ± 5.58 Ab	9.72 ± 5.21 Ab	6.25 ± 4.48 Ab	4.86 ± 3.32 Ab
M ♂ × B ♀	100.00 ± 0.00 Aa	94.44 ± 4.27 Aa	98.61 ± 1.39 Aa	96.67 ± 2.25 Aa	93.75 ± 3.26 Aa	94.84 ± 3.49 Aa
B ♂ × B ♀	100 ± 0.00 Aa	100 ± 0.00 Aa	100 ± 0.00 Aa	100 ± 0.00 Aa	100 ± 0.00 Aa	100 ± 0.00 Aa
灰飞虱雄虫短翅率 Brachypterous rate in males of <i>L. striatellus</i>						
M ♂ × M ♀	3.75 ± 2.55 Ab	4.17 ± 2.81 Ab	0.00 ± 0.00 Ab	0.00 ± 0.00 Ab	0.00 ± 0.00 Ab	0.00 ± 0.00 Ab
M ♂ × B ♀	0.00 ± 0.00 Ab	11.11 ± 8.54 Ab	7.78 ± 5.49 Ab	0.00 ± 0.00 Ab	0.00 ± 0.00 Ab	1.67 ± 1.67 Ab
B ♂ × B ♀	73.21 ± 1.51 Aa	57.92 ± 2.39 Aa	54.00 ± 3.46 Aa	77.22 ± 2.02 Aa	81.25 ± 1.90 Aa	61.53 ± 2.97 Aa
灰飞虱总短翅率 Brachypterous rate in population of <i>L. striatellus</i>						
M ♂ × M ♀	7.02 ± 3.26 Ac	12.78 ± 3.79 Ac	9.45 ± 3.20 Ab	4.86 ± 2.61 Ac	4.17 ± 2.99 Ac	3.06 ± 2.07 Ac
M ♂ × B ♀	44.88 ± 5.47 Ab	50.88 ± 7.65 Ab	53.19 ± 3.67 Aa	46.87 ± 5.79 Ab	44.15 ± 3.10 Ab	46.19 ± 2.98 Ab
B ♂ × B ♀	85.05 ± 3.32 Aa	79.14 ± 4.70 Aa	73.33 ± 6.92 Aa	85.93 ± 4.36 Aa	88.10 ± 4.49 Aa	81.20 ± 5.40 Aa
白背飞虱雌虫短翅率 Brachypterous rate in females of <i>Sogatella furcifera</i>						
M ♂ × M ♀	24.39 ± 9.38 A	38.89 ± 8.10 A	25.83 ± 7.50 A	25.00 ± 10.94 A	11.11 ± 7.03 A	4.17 ± 4.17 A
白背飞虱雄虫短翅率 Brachypterous rate in males of <i>S. furcifera</i>						
M ♂ × M ♀	0.00 ± 0.00 A	0.00 ± 0.00 A	0.00 ± 0.00 A	0.00 ± 0.00 A	0.00 ± 0.00 A	0.00 ± 0.00 A
白背飞虱总短翅率 Brachypterous rate in population of <i>S. furcifera</i>						
M ♂ × M ♀	11.92 ± 4.16 A	18.41 ± 4.49 A	15.47 ± 4.70 A	17.04 ± 7.44 A	8.33 ± 5.27 A	2.78 ± 2.78 A

数据(平均值 ± 标准误)后不同大写字母表示同一品系在不同光周期下短翅率差异显著,不同小写字母表示同一光周期下不同品系间差异显著(Tukey 氏 HSD 检验, $P < 0.05$),双星号表示短翅型品系和长翅型品系间差异显著(t 测验, $P < 0.05$)。Different uppercase letters following the data (means ± SE) mean significant difference in brachypterous rate of the same lineage among different photoperiods, different lowercase letters mean significant difference in brachypterous rate under the same photoperiod among different lineages by Tukey's HSD test at the 0.05 level, and double asterisks mean significant difference between macropterous and brachypterous lineages by Student's t -test at the 0.05 level.

表 6 翅型品系和光周期对 3 种稻飞虱翅型影响的双因素方差分析

Table 6 Two-way analysis of variation for the rice planthopper lineages and photoperiods on wing form of three rice planthopper species					
飞虱种类 Species	变异来源 Source	自由度 <i>df</i>	均方(MS) Mean square	<i>F</i>	<i>P</i>
褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	翅型品系 Lineage	1	13.23287	238.49	<0.0001
	光周期 Photoperiod	5	0.07598	1.37	0.2399
	翅型品系 × 光周期 Lineage × photoperiod	5	0.02900	0.52	0.7588
灰飞虱 <i>Laodelphax striatellus</i>	翅型品系 Lineage	2	20.23650	370.80	<0.0001
	光周期 Photoperiod	5	0.01934	0.35	0.8790
	翅型品系 × 光周期 Lineage × photoperiod	10	0.08000	1.47	0.1544
白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i>	翅型品系 Lineage	1	3.71667	50.28	<0.0001
	光周期 Photoperiod	7	0.08262	1.12	0.3622
	翅型品系 × 光周期 Lineage × photoperiod	—	—	—	—

—: 由于白背飞虱长翅型和短翅型品系的光周期设置不全相同,无法进行交互作用分析。Interaction between lineage and photoperiod on wing form of *S. furcifera* was not analyzed because the photoperiods for its macropterous and brachypterous lineages were not the same.

(刘树生和吴晓晶, 1994)。湿度对昆虫翅型分化也有一定的影响。通过田间对比调查发现, 深水灌溉区褐飞虱短翅型的比例高于湿润灌溉区和浅水区, 说明高湿有利于短翅型的产生(王希仁和张灿东, 1981)。在光周期影响昆虫翅型分化的研究中发现, 长日照能促进小翅稻蝗(朱道弘, 2001)、东方长蝽(Fujisaki, 1989)和长颚斗蟋(曾杨等, 2010)长翅型的分化, 而短日照则促进短翅型的分化。不过, 也有研究表明, 恒定光周期以及变化光周期对曲脉姬蟋雌、雄虫翅型分化无影响(王娟等, 2014)。以前的研究发现短日照有利于稻飞虱短翅型个体的产生(Kisimoto, 1965; 张增全, 1983; 刘佳妮等, 2010)。本研究利用遗传背景明确的3种稻飞虱试虫, 分别测定了其在长日照、短日照和正常日照条件下的翅型分化比率, 结果表明, 白背飞虱和灰飞虱的长翅型筛选品系 $M \delta \times M \eta$ 的翅型对所测定的长、短光周期的反应不敏感, 后代翅型比率在各光周期条件下无显著差异。本研究中利用的白背飞虱和灰飞虱的长翅型筛选品系基本属纯系, 由此说明, 稻飞虱的长翅型纯系后代个体的翅型基本不受光周期长短的影响。褐飞虱短翅型近纯系 $B \delta \times B \eta$ 的雌虫短翅率也不受光周期长短的影响, 但其雄虫的短翅率在长光照 20L: 4D 条件下显著低于正常光照和短光照条件下的, 表现出长光照不利于短翅雄虫产生, 这一结果与前人的研究相一致(Kisimoto, 1965; 张增全, 1983; 刘佳妮等, 2010)。而当褐飞虱短翅型品系继续筛选接近于短翅纯系后, 其后代翅型在 6~16 h 的光周期下均无显著差异。本研究发现, 筛选 7~11 代的褐飞虱($M \delta \times B \eta$ 和 $B \delta \times M \eta$) 和灰飞虱($M \delta \times B \eta$) 长、短翅杂交筛选品系的翅型在不同光周期下存在显著差异, 但灰飞虱 $M \delta \times B \eta$ 品系筛选 45 代后的翅型在各光周期下的差异不显著, 这进一步说明飞虱非纯系后代的翅型分化易受光周期的影响。另外, 白背飞虱的长、短翅杂交品系($M \delta \times B \eta$) 在 3 种光周期下的翅型无显著差异, 这可能与白背飞虱种群中缺少短翅雄虫(胡国文和朱明华, 1981; Mori and Nakasuji, 1990; 刘佳妮等, 2010), 筛选品系中雄虫 100% 为长翅型, 而雌虫 88% 以上为短翅型, 种群中雌、雄虫翅型趋于稳定有关。不过, 刘佳妮等(2010)利用未经翅型筛选的白背飞虱研究发现, 短日照下有利于白背飞虱短翅雄虫的产生。但在我们的研究中即使在每天仅 4 h 或 6 h 的光照条件下, 筛选品系的白背飞虱均没有短翅雄虫出现, 这更进

一步证实稻飞虱翅型纯系受光周期的影响很小。综上所述, 光周期对稻飞虱翅型的调控作用大小明显受飞虱遗传背景的影响, 遗传纯系的翅型不再受光周期的影响, 而非纯系易受光周期的影响。本研究结果暗示稻飞虱的翅型是由遗传因子所主导决定的, 外界环境条件仅起辅助作用。

另外, 饲养密度也会影响昆虫翅型的分化。螽斯 *Eobiana engelhardti subtropica* 在单头饲养中都为短翅型, 而在密度为 2 头和 4 头下长翅率高于 60%, 高密度促进长翅型的分化(Higaki and Ando, 2003)。稻飞虱不同地理种群随密度的变化其翅型的响应不完全一致, 浙江种群雌虫短翅率与密度呈显著负相关; 菲律宾热带种群的雌虫在不同密度下均为短翅型, 而雄虫的短翅率随密度增加而上升; 广西种群其雌虫短翅率高且不随密度而变化(俞晓平等, 1997)。张增全(1983)曾报道不论水稻处于何种生育期, 褐飞虱的翅型分化比率不随种群密度的变化而变化。这些研究结果的差异, 可能就是由于所用实验种群的遗传背景不同所致。昆虫翅型分化受遗传因素的调控, 这已有明确的研究结果。苜蓿叶象甲其翅型受 1 对基因的调控, 短翅为常染色体显性, 长翅为常染色体隐性, 符合孟德尔遗传定律(Hsiao and Hsiao, 1985)。褐飞虱短翅雌虫是由 1 对显性基因控制的, 而短翅雄虫不遵循遗传分离定律(Iwanaga *et al.*, 1985; 俞晓平等, 1997), 但是 Tojo(1991)认为褐飞虱翅型是受多基因控制的。灰飞虱的翅型也是受多基因调控的(Mahmud, 1980; Mori and Nakasuji, 1990)。彭娟等(2012)的研究发现, 褐飞虱翅型基本符合 1 对等位基因控制的从性性状遗传规律, 白背飞虱和灰飞虱的翅型基本符合 2 对等位基因控制的遗传规律, 其中 1 对等位基因位于性染色体上, 另 1 对位于常染色体上。本研究利用 3 种稻飞虱翅型筛选后的纯系或近纯系仅进行了翅型分化的光周期反应研究, 而不同种群密度和不同水稻生育期上饲养后, 这些遗传纯系或近纯系的翅型是否会发生改变, 这还值得进一步研究。

本研究发现, 稻飞虱短翅型 $B \delta \times B \eta$ 或长翅型 $M \delta \times M \eta$ 筛选品系的死亡率在有些光周期下要高于长、短翅杂交筛选品系, 并且褐飞虱和灰飞虱在极端长和短的光周期 4L: 20D 和 20L: 4D 下死亡率显著高于正常光周期 14L: 10D 条件下的, 不过, 3 种飞虱各品系在 6~16 h 光周期中的死亡率差异不显著。这种死亡率的差异可能是遗传纯系后代个体缺少杂种优势、种质发生退化所致; 也可能是

由于光周期影响了稻株的正常生长,从而导致飞虱营养不良所致。

昆虫翅型分化对光周期的敏感性有利于昆虫准确感知外界环境条件的变化,及时调整翅型,以适应环境。本研究发现稻飞虱翅型纯系后代的翅型对光周期的变化不敏感,而非纯系翅型受光周期的影响。田间稻飞虱自然种群翅型的纯合度不会很高,因此,其依然能感受光周期的变化,适时调整翅型,应对环境条件的变化。

参考文献 (References)

- Fujisaki K, 1989. Wing form determination and sensitivity of stages to environmental factors in the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera: Lygaeidae). *Applied Entomology and Zoology*, 24(3): 287–294.
- Higaki M, Ando Y, 2003. Effects of crowding and photoperiod on wing morph and egg production in *Eobiana engelhardti subtropica* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Applied Entomology and Zoology*, 38(3): 321–325.
- Hsiao TH, Hsiao C, 1985. Inheritance of a vestigial wing mutation in the alfalfa weevil, *Hypera postica*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 37(3): 229–233.
- Hu GW, Zhu MH, 1981. The observation of short-winged males in the white-backed planthopper. *Entomological Knowledge*, 18(4): 154–156. [胡国文, 朱明华, 1981. 白背飞虱短翅型雄虫的观察. 昆虫知识, 18(4): 154–156]
- Iwanaga K, Tojo S, Nagata T, 1985. Immigration of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, exhibiting various responses to density in relation to wing morphism. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 38(2): 101–108.
- Kisimoto R, 1965. Studies on polymorphism and its role playing in the population growth of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Bulletin of Shikoku Agricultural Experimental Station*, 13: 101–106.
- Liu JN, Gui FR, Li ZY, 2010. Factors of influencing the development of wing dimorphism in the rice white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Horváth). *Acta Phytophylacica Sinica*, 37(6): 511–516. [刘佳妮, 桂富荣, 李正跃, 2010. 影响白背飞虱翅型分化的相关因子. 植物保护学报, 37(6): 511–516]
- Liu SS, Wu XJ, 1994. The influence of temperature on wing dimorphism in *Myzus persicae* and *Lipaphis erysimi*. *Acta Entomologica Sinica*, 37(3): 292–297. [刘树生, 吴晓晶, 1994. 温度对桃蚜和萝卜蚜翅型分化的影响. 昆虫学报, 37(3): 292–297]
- Mahmud FS, 1980. Alary polymorphism in the small brown planthopper *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 28: 47–53.
- Mori K, Nakasuji F, 1990. Genetic analysis of the wing-form determination of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae). *Research of Population Ecology*, 32: 279–287.
- Peng J, Zhang C, An ZF, Yu JL, Liu XD, 2012. Genetic analysis of wing-form determination in three species of rice planthoppers (Hemiptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55(8): 971–980. [彭娟, 张超, 安志芳, 于居龙, 刘向东, 2012. 三种稻飞虱翅型分化的遗传分析. 昆虫学报, 55(8): 971–980]
- Tojo S, 1991. Genetic background of insect migration. In: Proceedings of the International Seminar on Migration and Dispersal of Agricultural Insects. Tsukuba, Japan. 21–27.
- Wang J, Zhu DH, Zeng Y, 2014. Effects of genetic and environmental factors on wing dimorphism in a subtropical population of *Modicogryllus confirmatus* Walker. *Acta Ecologica Sinica*, 34(22): 6606–6612. [王娟, 朱道弘, 曾杨, 2014. 遗传和环境因素对长曲脉姬蟋 *Modicogryllus confirmatus* Walker 亚热带种群翅型分化的影响. 生态学报, 34(22): 6606–6612]
- Wang XR, Zhang CD, 1981. Study on the factors affecting wing dimorphism of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomological Knowledge*, 18(4): 145–148. [王希仁, 张灿东, 1981. 褐稻虱翅型分化因子的探讨. 昆虫知识, 18(4): 145–148]
- Yu XP, Lv ZX, Wu GR, Tao LY, 1997. Studies on the immigration and the wing-form development of brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *Acta Entomologica Sinica*, 40(Suppl.): 128–134. [俞晓平, 吕仲贤, 巫国瑞, 陶林勇, 1997. 褐飞虱的迁入和翅型分化规律的研究. 昆虫学报, 40(增刊): 128–134]
- Zeng Y, Zhu DH, Zhao LQ, 2010. Effects of environmental factors on wing differentiation in *Velarifictorus asperses* Walker. *Acta Ecologica Sinica*, 30(21): 6001–6008. [曾杨, 朱道弘, 赵吕权, 2010. 环境因素对长额斗蟋翅型分化的影响. 生态学报, 30(21): 6001–6008]
- Zhang H, 2006. Studies on Effect of Host Plants on Population of *Laodelphax Striatellus* and Mechanism of Wing Dimorphism. MSc Thesis, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu. 38–39. [张宏, 2006. 寄主植物对灰飞虱种群的影响及翅型分化机制研究. 江苏扬州: 扬州大学. 38–39]
- Zhang N, Zhao L, Zhang T, 2010. Primary research on wing dimorphism of alfalfa weevil, *Hypera postica* (Gyllenhal). *Xinjiang Agricultural Science*, 47(5): 910–914. [张娜, 赵莉, 张婷, 2010. 苜蓿叶象甲翅型分化研究初探. 新疆农业科学, 47(5): 910–914]
- Zhang ZQ, 1983. A study on the development of wing dimorphism in the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Acta Entomologica Sinica*, 26(3): 260–267. [张增全, 1983. 褐稻虱翅型分化的研究. 昆虫学报, 26(3): 260–267]
- Zhu DH, 2001. The wing polymorphism in rice grasshopper, *Oxya yezoensis* Shiraki (Orthoptera: Catantopidae). *Acta Ecologica Sinica*, 21(4): 624–628. [朱道弘, 2001. 小翅稻蝗 (*Oxya yezoensis* Shiraki) 翅多型现象浅释. 生态学报, 21(4): 624–628]

(责任编辑: 袁德成)